意大利蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段

任金龙，赵　莉*，葛　婧

（新疆农业大学农学院，新疆农林有害生物监测与安全防控自治区重点实验室，乌鲁木齐 830052）

摘要：【目的】明确意大利蝗 *Calliptamus italicus*（L.）胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段。【方法】2013 - 2014 年间，通过室外胚胎发育进度检测和室内孵化培养观察，研究其胚胎发育等级、滞育和越冬的胚胎阶段及自然越冬滞育的解除。【结果】意大利蝗的胚胎发育可划分为 18 个阶段；意大利蝗胚胎有反向移转、转旋和顺向移动 3 种胚胎转动方式；意大利蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段为第Ⅻ阶段。自然条件下，意大利蝗卵发育至次年 1 月 21 日，仅部分卵解除滞育，解除滞育卵的发育历期最长；随着越冬时间的延长，解除滞育的卵逐渐增多，其发育历期逐渐缩短；直至次年 3 月 29 日卵基本完全解除滞育。意大利蝗雌成虫所产的早中期卵(7 月 27 日 - 8 月 16 日所产卵)以胚胎发育第Ⅻ阶段（滞育发生的胚胎发育阶段）越冬，于翌年 4 月 16 日（侯地温平均值：7.59℃，最高温：15.95℃，最低温：2.67℃）继续发育；雌成虫所产的晚期卵(8 月 28 日 - 9 月 4 日所产卵)，自 11 月 4 日(侯地温平均值：7.32℃，最高温：9.00℃，最低温：5.18℃）开始以胚胎第Ⅹ阶段越冬，于翌年 3 月 29 日（侯地温平均值：3.78℃，最高温：10.27℃，最低温：0.14℃）继续发育。【结论】意大利蝗雌成虫所产的早中期和晚期卵，其越冬胚胎发育阶段、开始越冬时间及越冬后继续发育的时间均不同。

关键词：意大利蝗；卵；胚胎发育；滞育；滞育解除

中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2015)11-1201-12

Embryonic development of diapausing eggs in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae)

REN Jin-Long, ZHAO Li*, GE Jing (Key Laboratory of the Pest Monitoring and Safety Control on the Crop and Forest at Universities of Xinjiang Uygur Autonomous Region, College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052)

Abstract: 【Aim】 This study aims to examine the embryonic development of overwintering eggs of *Calliptamus italicus* (L.) 【Methods】 We examined the embryonic development progress of diapausing eggs collected from the field and reared in the laboratory in 2013 and 2014. 【Results】 *C. italicus* eggs went through 18 stages during the embryonic development, including three blastokinesis movement, *i. e.*, anatrepsis, revolution, and catatrepsis. Diapause mostly occurred at the 12th stage. The overwintering eggs resumed partly developing as early as on January 21st in the field, resulting in the longest developmental time, and their number decreased with prolonged overwintering-time of diapausing eggs until all the eggs terminated the diapause on March 29th. Eggs entered overwintering diapause at the 12th stage (diapause-incident stage) when they were laid at early-to-middle embryonic stages (from July 27th to August 16th and terminated the diapause on April 6th next year when the 5-day ground temperature was 2.67 - 15.95℃, with the average of 7.59℃. But eggs entered diapause at the 10th stage (November 4th, the 5-day temperature was 5.18 - 9.00℃, with the average of 7.32℃) when they were laid later (from August 28th to September 4th), and resumed development on March 29th (the 5-day ground temperature of 0.14 - 10.27℃, with the average of 3.78℃). 【Conclusion】 The time of *C. italicus* eggs entering and terminating diapause varies depending on the time when they are oviposited.

Key words: *Calliptamus italicus*; egg; embryonic development; diapause; diapause termination

基金项目：公益性行业（农业）科研专项（201003079）

作者简介：任金龙，男，1989 年生，甘肃武威人，硕士研究生，研究方向为害虫综合治理，E-mail：rjlinsect@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zlym57@sohu.com

收稿日期 Received: 2015-05-19；接受日期 Accepted: 2015-09-11

意大利蝗 *Calliptamus italicus* (L.)属直翅目(Orthoptera),蝗总科(Acridoidea),斑腿蝗科(Catantopidae),星翅蝗属 *Calliptamus*,其广泛分布于沿地中海的北部和东部边缘、中欧、北非、中亚、西伯利亚平原西部、蒙古西北部及中国(新疆、内蒙古、青海和甘肃)(FAO Locust Watch Release, 2011; 任金龙等, 2014);在中亚,意大利蝗是为害草地、棉花、谷物和苜蓿的重要害虫(Darvishzadeh and Bandani, 2012)。

滞育是一个伴随着独特、持续的生理状态的发育停滞现象(Tatar and Yin, 2001)。滞育作为昆虫的重要适应特性,在生命循环的季节规律中极其重要,通过适时开始和结束滞育,使昆虫能同步于发育和繁殖有利的季节,并且使其在季节性变化的环境中获得更高生存机会(Masaki, 1961; Zhu *et al*., 2013; 朱道弘等, 2013; Singh *et al*., 2013)。一化性蝗类常以某个胚胎发育阶段滞育,如:红腹牧草蝗 *Omocestus haemorrhoidalis*、短星翅蝗 *Calliptamus abbreviatus* 和小翅雏蝗 *Chorthippus fallax* (Hao and Kang, 2004),迁徙蝗 *Melanoplus sanguinipes* (Fielding, 2008)。*Melannoplus devastator* (Dingle and Mousseau, 1994),毛足棒角蝗 *Dasyhippus barbipes*、宽须蚁蝗 *Myrmeleotettix palpalis*、亚洲小车蝗 *Oedaleus decorus asiaticus*、鼓翅皱膝蝗 *Angaracris barabensis* 和狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* (Zhao *et al*., 2005),赛内加尔小车蝗 *Oedaleus senegalensis* (Shutts, 1952), *Oxya yazoensis* (Fielding, 2008), *Rhammatocerus conspersus* (Niva and Becker, 1998)及华北雏蝗 *Chorthippus brunneus* (Moriarty, 1969);部分温带和亚热带的蝗类以成虫滞育(朱道弘等, 2013),亦称为生殖滞育,如:红褐斑腿蝗 *Catantops pinguis* (王世贵和古丽米热·阿布克里木, 2006), *Oedipoda miniata* 和长角直斑腿蝗 *Stenocatantops splendens* (Zhu *et al*., 2013; 朱道弘等, 2013), *Nomadacris succincta* 和 *Nomadacris japonica* (Tanaka and Okuda, 1996);部分蝗类以蝗蝻滞育,如:草地斑蝗 *Arphia conspersa*, *Arphia simplex*, *Arphia sulphurea*, 绿纹蝗 *Chortophaga viridifasciata*, *Cibolacris parviceps*, *Eritettix simplex*, *Pardalophora apiculata*, *Psoloessa haldemanii*, *Psoloessa delicatula*, *Psoloessa texana*, *Trachyrhachys coronata*, *Xanthippus corallipes* 和 *X. montanus* (Ghcobio, 2015)。

蝗类昆虫的卵为中黄卵,胚胎属于短胚带发育,卵裂类型为完全卵裂,囊胚类型为表面囊胚(张红卫等, 2008)。意大利蝗为一化性昆虫,在秋、冬季以卵滞育(FAO Locust Watch Release, 2011)。目前,意大利蝗卵的研究仅见发育起点温度、有效积温(赵忠伟等, 2013)和蝗卵的田间观测(Safarova and Nikitina, 1987);然而胚胎发育和滞育发生的胚胎发育阶段尚不明确。因此,于 2013 - 2014 年间,通过室外胚胎发育进度检测和室内孵化培养观察,明确其胚胎发育等级、滞育和越冬发生的胚胎发育阶段、自然越冬滞育的解除,以期为意大利蝗卵田间观测和滞育特性的深入研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2013 年 7 - 8 月间于新疆维吾尔自治区玛纳斯县大阳山(43.928510°N, 86.155213°E, H 1 292 m)采集健康、活泼的意大利蝗成虫,置于网室(3.5 m ×3.5 m ×2 m)饲养,每日投喂新鲜、充足的食料(牛蒡 *Arctium lappa* L.、冷蒿 *Artemisia frigida* Willd.、紫花苜蓿 *Medicago sativa* L.、新疆鼠尾草 *Salvia deserta* Schang 及麸皮)。意大利蝗雌成虫自7 月27 日开始产卵,9 月 11 日产卵结束,每日收集 24 h 同期卵,置于室外保存(卵上覆土 3 ~4 cm),作为本实验供试虫源,并放置温度记录仪(MircoLab)记录 3 ~4 cm 土层地温。

1.2 意大利蝗卵胚胎发育等级

滞育前发育:取 9 月 9 日所产卵分置 10 个饲养盒,每盒 3 个卵囊,盒内盛砂质土(土壤相对含水量为 40%),后转移至 32 ±1℃ 人工气候室(PQX-28OB-22H,宁波莱福科技有限公司),每日调查两次,分别于 10:00 和 16:00 调查,并及时补充丧失的水分。胚胎调查:取 10 粒健康、饱满的卵,置于次氯酸钠溶液处理 5 min,待卵外壳变薄、透明后,用蒸馏水清洗 3 次。观察时,将卵置于数字体视显微镜(Moticam 2206)下拍摄卵,并用挑针解剖胚胎;待胚胎解剖出后,用 0.75 % (w/v)盐水清洗残存胚胎的卵黄数次(钦俊德等, 1954; Liu *et al*., 2010; 何正波等, 2011),最后拍摄胚胎正面观、背面观及其后足附肢,并观察记录其胚胎在卵中的位置和发育特点。滞育后发育:将滞育的卵置于室外保存,于次年 3 月 29 日取回置于 32 ±1℃ 人工气候室继续观察解剖,方法同上。

1.3 意大利蝗卵滞育发生胚胎发育阶段及自然条件下滞育解除的判定

滞育发生胚胎发育阶段:取 9 月 10 日所产卵分置 10 个饲养盒,每盒 3 个卵囊,盒内盛砂质土(土壤相对含水量为 40%),转移至 32 ±1℃ 人工气候室

（PQX-28OB-22H，宁波莱福科技有限公司），每日调查1次，直至次年6月，卵和胚胎的观察同1.2节。自然越冬滞育解除：于2014年1－4月，每月下旬取室外保存的各产卵时期的卵（7月28日、8月5日、8月12日、8月26日和9月3日所产卵）各100粒，分置5个饲养盒，盒内盛砂质土（土壤相对含水量为40%），转移至32±1℃人工气候室（PQX-28OB-22H，宁波莱福科技有限公司），每日观察记录孵化数，并及时补充损失水分，直至孵化完全后检查未孵的卵粒。

1.4　自然条件下意大利蝗卵胚胎发育进度

于2013年9月－2014年4月，每月下旬取室外保存的不同产卵时期卵（7月30日、8月7日、8月16日、8月28日和9月3日所产卵）各10粒卵，检测胚胎发育阶段，胚胎的观察方法同1.2节。

1.5　数据分析

本文数据均采用统计软件SPSS Statistics（SPSS 19.0，Inc.，Chicago，USA）进行方差分析（One-Way ANOVA：Duncan氏新复极差法检验）。

2　结果

2.1　意大利蝗胚胎发育等级

根据胚胎的形态、分节、在卵中的位置和附肢的特化等，将意大利蝗胚胎发育划分为18个阶段，同时，为表现胚胎在卵中位置变动、胚胎形态及胚胎后足特化，特列图版Ⅰ～Ⅲ（分为卵和胚胎）和图版Ⅳ（胚胎后足特化）。

第Ⅰ阶段：第1天下午（自放入32℃起开始计时，下同）。在卵后端（水门区）形成单层胚盘，活质体散布于卵（图版Ⅰ：A）。

第Ⅱ阶段：第2天上午。胚盘分化为等长的原头和原躯，原头在卵后端附着，原躯在卵中沿腹面悬浮延伸生长；原头沿两侧延伸生长形成复眼叶雏形，中央向内凹陷（图版Ⅰ：B）。

第Ⅲ阶段：第2天下午。胚胎分化为原头、原颚、胸部和腹部4部分，且原躯长度是原头的两倍，其中原颚在近原头的两侧出现触角芽附肢，胸部分为3节并隐约可见（图版Ⅰ：C）。

第Ⅳ阶段：第3天上午。胚胎已离开卵后端，沿卵前端背面（卵凹面）方向移动；原颚分为3节，且原颚第1，2和3节边缘分别隐约可见上颚芽、下颚芽和下唇须芽；胸部明显分为3节，并可见前足芽、中足芽和后足芽，且后足芽明显大于前、中足芽（图版Ⅰ：D）。

第Ⅴ阶段：第4天。原头出现“心性”上唇，中部凹陷，触角芽附肢进一步生长变大；原颚可见上颚芽、下颚芽和下唇须芽；腹部第1节附肢出现；胚胎在卵中沿胚胎腹部的近前端折叠（图版Ⅰ：E）。

第Ⅵ阶段：第7天。腹部第2,3节附肢出现，原颚和胸部的附肢进一步生长；头部两侧出现椭圆形的复眼叶（图版Ⅰ：F）。

第Ⅶ阶段：第10天。胚胎沿前头部至腹部末端方向，原颚第1对附肢为上颚，第2对附肢外侧为下颚，内侧为盔叶，第3对附肢外侧为下唇须，内侧为下唇；腹部分为11节，各节均出现附肢，且其长度短于胸部附肢，腹部末端膨大但未见原肛（图版Ⅱ：G）。后足芽明显大于前、中足芽，而足芽附肢尚未分节（图版Ⅳ：G）。

第Ⅷ阶段：第11天。第11腹节中央出现原肛，腹部整体横向延伸生长变宽（图版Ⅱ：H）。

第Ⅸ阶段：第12天。颌部第2节附肢由外向内分别为下颚、盔节和叶节，第3节附肢由外向内分别为下唇须、下唇，其中下唇仍分为左右两部分；原肛已移至腹部第10节末端（图版Ⅱ：I）。后足芽中部有凹槽将后足分为胫节和腿节（图版Ⅳ：I）。

第Ⅹ阶段：第16天。原头前中部出现“额瘤”；胚胎进一步变宽（图版Ⅱ：J）。前足、中足和后足的基节、腿节、胫节和跗节分节隐约可见（图版Ⅳ：J）。

第Ⅺ阶段：第18天下午。复眼背边缘出现红色色素细条，正面观复眼未着色；原头和原颚合并为头部，下唇左右两部分合并为下唇，上唇介于触角（已分为11节）间，可分为唇基和上唇两部分（图版Ⅱ：K）。前足、中足和后足的基节、腿节、胫节和跗节分节清晰可见；后足附节末端与胫节的交接处出现端距，腿节腹面中间出现羽状纹（图版Ⅳ：K）。

第Ⅻ阶段：第20天。胚胎腹面紧贴卵后端背面，且可清晰可见胚胎头部朝向卵后端，占卵的1/2大小；胚胎眼板背边缘出现一个红棕色色素的“月芽形”，中央的单眼已出现；腹部腹面中线出现明显凹陷的纵沟，腹部附肢明显退化（图版Ⅱ：L）。前足、中足和后足均出现转节，后足明显长于前足和中足（图版Ⅳ：L）。

第ⅩⅢ阶段：第22天（已加滞育前胚胎发育时间，下同）。转旋期，卵中部可见弯曲的胚胎，胚胎由卵后端纵向180°旋转至卵前端；胚胎沿胚胎背面弯曲（图版Ⅲ：M）。后足胫节与腿节等长，跗节出现5个凹槽（图版Ⅳ：M）。

第ⅩⅣ阶段:第 23 天。胚胎占卵的 2/3,腹部出现细长的尾须(雌虫第 9 节,雄虫第 9 和 10 节),外生殖器附属物出现(雌虫在第 8 和 9 腹节;雄虫在第 9 和 10 节)(图版Ⅲ: N)。

第ⅩⅤ阶段:第 24 天。背合期,胚胎占卵的 3/4,羊膜接近卵背面至胚胎前胸处。卵黄从浆膜经开放的胚胎背面颈部进入中肠,半透明的中肠包裹黄色的脂肪体组织(图版Ⅲ: O)。

第ⅩⅥ阶段:第 25 天。胚胎已扩大至充满整个卵。卵中的卵黄被中肠所吞没,此时胚胎背合已完成,并形成分节明显的背板;复眼的棕色面积增加,已达复眼叶的 3/4 大小;触角延长,且近末端较粗;上颚内侧较厚;下唇须延长;胸部附肢继续伸长;腹部各腹板、背板和侧板均已可区分(图版Ⅲ: P)。后足胫节长于腿节,胫节端部的端距两侧出现两个端刺(图版Ⅳ: P)。

第ⅩⅦ阶段:第 26 天。胚胎仍然为黄白色,触角分节更为明显,上颚内侧齿已形成,但颜色尚未加深;下唇须和下颚须延长并已分节(图版Ⅲ: Q)。前、中和后足附节已分节,爪已形成;后足腿节已达腹部第 6 节,腿节上的人字纹隐约可见;腿节端部出现黑色的月芽状腿节膝,腿节背面、腿节的上侧内面和下侧内面出现棕色点状斑;胫节两列黑色的胫节刺已形成(图版Ⅳ: Q)。

第ⅩⅧ阶段:第 27 天。胚胎发育成熟,体躯表面色素出现,复眼已完全成形并为黑色,且中央有一个横向的白色眼线;上颚齿颜色变深,孵化时成为黑色,后足腿节已达腹部第 8 节(图版Ⅲ: R)。前、中和后足的胫节刺和腿节端部黑色月芽状腿节膝的颜色进一步变深,腿节背面出现黑白相间的环状纹(图版Ⅳ: R)。

2.2 意大利蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段和自然条件下滞育解除的判定

恒温 32℃条件下,意大利蝗卵(9 月 10 日所产卵)产后 20 d 即可发育至胚胎第Ⅻ阶段,之后 270 d 内胚胎始终停滞于此阶段;在自然条件下,意大利蝗卵(7 月 28 日所产卵)产后 40 d 发育至胚胎第Ⅻ阶段,随后即使入冬前(9 月 7 日 – 11 月 4 日)温度适宜(图 4),但卵始终停滞于此阶段。在恒温和自然条件综合表明,意大利蝗卵滞育发生的胚胎发育阶段为第Ⅻ阶段;其形态特征详见 2.1 节(图版Ⅱ: L;图版Ⅳ: L)。

为明确意大利蝗卵自然条件下滞育的解除,于 2014 年 1 – 4 月,分批取回自然保存的意大利蝗雌成虫不同时间所产卵置于恒温 32℃,调查其发育历期及孵化率,结果见表 1。雌成虫 7 月 28 日所产卵,产后 202 d 开始有 22.22% 的卵解除滞育,产后 215 d 解除滞育的卵显著增加为 63.00%,发育历期显著缩短为 8.22 d,直至产后 244 d 解除滞育的卵显著最高达 80%,发育历期为 8.30 d。雌成虫 8 月 5 日和 8 月 12 日所产卵,表现出相似规律。雌成虫 8 月 28 日所产卵,产后 146 d 解除滞育的卵已达 29.00%,发育历期为 16.97 d,产后 184 d 解除滞育的卵显著增加为 82.00%,发育历期为 10.30 d,直至 231 d 解除滞育的卵显著最高为 82.00%,发育历期显著最短为 6.12 d。雌成虫 9 月 3 日所产卵表现出相似规律。

上述结果表明:自然条件下,意大利蝗卵越冬至次年 1 月 21 日,仅部分卵(恒温 32℃,累计孵化率:0 ~ 29.00%)解除滞育,已解除滞育卵的发育历期显著最长(16.97 – 18.83 d);随着越冬时间的延长,解除滞育的卵逐渐增多,解除滞育卵的发育历期逐渐缩短;直至次年 3 月 29 日卵基本完全解除滞育(恒温 32℃,累计孵化率:79.00% ~ 87.00%),发育历期缩短为 8.18 ~ 11.04 d。

2.3 自然条件下意大利蝗卵胚胎发育进度

为明确在自然条件下意大利蝗卵越冬胚胎发育阶段和越冬后继续发育的时间,于 2013 年 9 月 – 2014 年 4 月系统检测意大利蝗卵的胚胎发育阶段进度(表 1)。雌成虫 7 月 27 日和 8 月 7 日所产卵在 9 月 23 日处于胚胎发育的第Ⅻ阶段(滞育发生的胚胎发育阶段),之后以此滞育状态越冬,直至次年 4 月 16 日开始继续发育;雌成虫 8 月 16 日所产卵在 9 月 29 日处于胚胎发育的第Ⅷ阶段,至 11 月 4 日卵发育至Ⅻ阶段,之后以此滞育状态开始越冬,直至翌年 4 月 16 日开始继续发育;雌成虫 8 月 29 日所产卵在 9 月 29 日处于胚胎发育的第Ⅶ阶段,至 11 月 4 日卵发育至第Ⅹ阶段,并以此阶段开始越冬,直至次年 3 月 29 日开始继续发育;雌成虫 9 月 4 日所产卵在 9 月 25 日时,胚胎为第Ⅵ阶段,至 11 月 4 日胚胎已发育至第Ⅹ阶段,并以此阶段开始越冬,至翌年 3 月 29 日开始发育。

上述结果表明:自然条件下,意大利蝗雌成虫所产早中期卵(7 月 27 日 – 8 月 16 日所产卵)以胚胎发育的第Ⅻ阶段(滞育发生的胚胎发育阶段)越冬,于翌年 4 月 16 日(侯地温平均值:7.59℃,最高温:15.95℃,最低温:2.67℃)继续发育;雌成虫所产晚期卵(8 月 28 日 – 9 月 4 日),自 11 月 4 日(侯地温

平均值：7.32℃，最高温：9.00℃，最低温：5.18℃）开始以胚胎第X阶段越冬，于翌年3月29日（侯地温平均值：3.78℃，最高温：10.27℃，最低温：0.14℃）继续发育。侯地温数据见图1。

表1　自然条件下意大利蝗卵滞育的解除（恒温32℃）

Table 1　Diapause termination of *Calliptamus italicus* eggs under natural conditions (constant temperature 32℃)

放入时间 Putting time (year-month-day)	产卵时间 Oviposition time (year-month-day)								
	2013-7-28			2013-8-5			2013-8-12		
	产后天数 Days after deposition	孵化率(%) Hatching rate	发育历期(d) Developmental time	产后天数 Days after deposition	孵化率(%) Hatching rate	发育历期(d) Developmental time	产后天数 Days after deposition	孵化率(%) Hatching rate	发育历期(d) Dvelopmental time
2014-1-21	177	0	0	169	2.00±0.00 c	18.00±4.00 a	162	9.00±5.00 c	17.33±1.70 a
2014-2-15	202	22.00±4.00 c	15.77±0.57 a	194	26.00±2.00 c	15.69±0.49 b	187	12.00±6.00 c	13.92±0.38 b
2014-2-28	215	63.00±3.00 b	8.22±0.08 b	207	54.00±6.00 b	8.59±0.13 c	200	52.00±4.00 b	8.13±0.06 c
2014-3-29	244	80.00±2.00 a	8.30±0.08 b	236	87.00±9.00 a	8.18±0.06 c	229	81.00±9.00 a	8.54±0.13 c
2014-4-16	262	81.00±7.00 a	6.04±0.03 c	254	75.00±10.00 a	6.95±0.03 d	247	80.00±10.00 a	7.00±0.00 d

放入时间 Putting time (year-month-day)	产卵时间 Oviposition time (year-month-day)					
	2013-8-28			2013-9-3		
	产后天数 Days after deposition	孵化率(%) Hatching rate	发育历期(d) Developmental time	产后天数 Days after deposition	孵化率(%) Hatching rate	发育历期(d) Developmental time
2014-1-21	146	29.00±3.00 c	16.97±0.95 a	140	22.00±4.00 b	18.83±0.69 a
2014-2-15	171	40.00±4.00 b	13.75±0.26 b	165	30.00±2.00 bc	13.67±0.25 b
2014-2-28	184	50.00±4.00 b	10.30±0.08 c	178	43.00±3.00 b	12.28±0.13 c
2014-3-29	213	79.00±3.00 a	10.07±0.12 c	207	82.00±6.00 a	11.04±0.18 c
2014-4-16	231	82.00±6.00 a	6.12±0.04 d	225	79.00±3.00 a	7.00±0.00 d

表数据为平均值±标准误，同列数据后不同字母表示差异显著（$P<0.05$，Duncan氏新复极差法检验）。Data in this table are represented as mean ±*SE*. Different letters following the data within a column indicate significant difference ($P<0.05$, Duncan's multiple range test).

表2　自然条件下意大利蝗卵的胚胎发育

Table 2　Embryonic development of *Calliptamus italicus* eggs under natural condition

调查时间 Investigation date (month-day)	7月27日卵 Eggs deposited on Jul. 27th		8月7日卵 Eggs deposited on Aug. 7th		8月16日卵 Eggs deposited on Aug. 16th		8月29日卵 Eggs deposited on Aug. 28th		9月4日卵 Eggs deposited on Sep. 4th	
	发育阶段 Developmental stage	百分比 Percentage	发育阶段 Developmental stage	百分比 Percentage	发育阶段 Developmental stage	百分比 Percentage	发育阶段 Developmental stage	百分比 Percentage	发育阶段 Developmental stage	百分比 Percentage
9-23	XII	100(10)	XII	100(10)	VIII	100(10)	VII	100(10)	VI	100(10)
9-29	XII	100(10)	XII	100(10)	IX	100(10)	VIII	100(10)	VII	100(10)
10-28	XII	100(10)	XII	100(10)	XI	100(10)	IX	100(10)	IX	100(10)
11-4	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
11-11	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
11-28	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
12-22	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
1-21	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
2-15	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
2-28	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	X	100(10)	X	100(10)
3-29	XII	100(10)	XII	100(10)	XII	100(10)	XII XI	100(2) 100(8)	XI	100(10)
4-16	XVI XVII	80(8) 20(2)	XVI	100(10)	XVI	100(10)	XVI	100(10)	XIV XV	70(7) 30(3)
4-22	XV XVI	20(2) 80(8)	XVI	100(10)	XVI	100(10)	XVI	100(10)	XV XVI	10(1) 90(9)

括号内数字指样本数。Numbers in parentheses indicate the sample size.

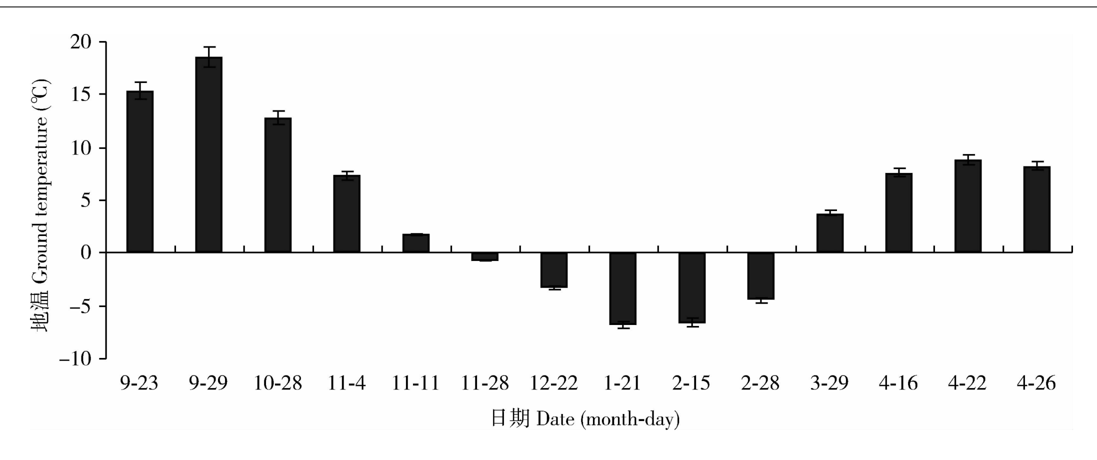


图 1 2013 – 2014 年乌鲁木齐侯地温数据(3 ~ 4 cm 土层)

Fig. 1 Five-day ground temperature data of Urumqi during 2013 and 2014 (3 – 4 cm soil layer)

图中数据为调查日期前的侯地温平均值。Data in the figure are the ground temperature average in five days before investigating date.

3 讨论

3.1 意大利蝗胚胎发育等级

昆虫的胚胎发育自卵裂、胚盘、胚带、胚层及胚膜的形成,至胚胎的分节、附肢的形成、体壁形成及背合等是一复杂的过程,根据胚胎阶段特征,可划分为若干发育阶段(崔双双和朱道弘, 2011),如 Salzen (1960)将东亚飞蝗 *Locusta migratoria migrataorioides* 的胚胎发育划分为 13 个阶段,Tyrer (1970)将沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的胚胎发育划分为 16 个阶段;Quesada 和 Santiago (2000)将摩洛哥蝗 *Dociostaurus maroccanus* 的胚胎发育划分为 20 个阶段;赵琴和贺一原(2012)将黄脊竹蝗 *Rammeacris kiangsu* 的胚胎发育划分为 10 个阶段;崔双双和朱道弘 (2011)将中华稻蝗 *Oxya chinensis* 的胚胎发育划分为 11 个阶段;陈伟等(2005)将越北腹露蝗 *Fruhstorferiola tonkinensis* 的胚胎发育划分为 10 个阶段;钦俊德等 (1954)将亚洲飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 的胚胎发育划分为 10 个阶段;本文根据胚胎形态、胚胎分节、胚胎在卵中的位置和胚胎附肢的特化等,将意大利蝗胚胎发育划分为 18 个阶段,其第 Ⅰ – Ⅷ阶段主要以原头、原躯和原颚附肢特化来区分;第Ⅺ – ⅩⅧ阶段主要以胚胎在卵中的位置、复眼叶着色的多少和后足附肢特化来区分。

何正波等(2011)研究表明东亚飞蝗体节形成以胸部为中心,向前和向后发育分化逐渐形成其余体节,这种以胸部区域为中心进行形态建成,属于典型的短胚带昆虫。意大利蝗胚胎发育第Ⅲ阶段时胸部先分为 3 节(图版Ⅰ:C),第Ⅳ阶段时原颚区延长(图版Ⅰ:D),第Ⅴ阶段时原颚区特化为上颚芽、下颚须芽、下唇须芽(图版Ⅰ:E),第Ⅵ阶段时腹部分节(图版Ⅰ:F),表明意大利蝗体节的形成亦是以胸部区域为中心进行建成,为短胚带昆虫,支持何正波等(2011)不同蝗虫体节形成模式完全一致的观点。意大利蝗胚胎转动(blastokinesis)有 3 种方式:反向移动(anatrepsis),即胚胎顺着其尾端方向,沿着卵腹面(平凹面)向卵的前端移动,如胚胎在卵后端(水门区)形成胚盘,之后胚胎离开水门区沿卵前端移动(图版Ⅰ:A; 图版Ⅱ:G, L);转旋(revolution),即胚胎以原头向前在卵的后端旋转 180°的角度,使原头方向和卵的前端一致(图版Ⅱ:L; 图版Ⅲ:M, N);顺向移动(catatrepsis),即胚胎转旋以后头部指向卵前端,并顺此方向生长(图版Ⅲ:N, R)。

3.2 自然条件下意大利蝗卵的胚胎发育进度及滞育解除

本研究根据胚胎形态判定意大利蝗卵的滞育发生的胚胎发育阶段为第Ⅻ阶段,雌成虫早中期所产卵(7 月 27 日 – 8 月 16 日所产卵)以滞育状态(胚胎发育第Ⅻ阶段)越冬;后期卵(8 月 26 日 – 9 月 4 日所产卵)以胚胎发育第Ⅹ阶段越冬 (表 3)。以卵滞育的蝗类的滞育发生在胚胎不同的发育阶段,如 Zhao 等(2005)研究表明,内蒙古草原早期发生种毛足棒角蝗、宽须蚁蝗和红腹牧草蝗均以胚胎发育的第ⅩⅨ阶段越冬,中期发生种短星翅蝗、亚洲小车蝗和鼓翅皱膝蝗分别以胚胎发育的第ⅩⅦ, ⅩⅢ和Ⅹ阶段越冬,晚期发生种小翅雏蝗和狭翅雏蝗的分别以胚胎发育的第Ⅺ和第Ⅲ阶段越冬,这 8 种蝗虫均在胚胎发育的第ⅩⅨ阶段发生滞育。钦俊德等

(1954) 研究表明，亚洲飞蝗卵滞育发生在胚胎发育的中期。Fielding (2008) 研究表明，迁徙蝗 *M. sanguinipes* 和黑蝗 *Melanoplus borealis* 滞育发生在胚胎发育的后期；同时不同产卵时间的卵，因其越冬前期所受热量不同，越冬胚胎发育阶段亦不同，如崔双双和朱道弘(2011)研究表明，中华稻蝗长沙种群 10 月所产卵块发育至胚胎发育的第Ⅶ阶段，以滞育状态的卵越冬；但 11 月所产卵块越冬时胚胎尚未发育至滞育阶段，以胚胎发育第Ⅱ－Ⅴ阶段的卵越冬，越冬期间胚胎虽然发育缓慢，但并未完全停滞。

即使同一种蝗虫滞育发生胚胎发育阶段还有地理种和海拔高度的差异，如中华稻蝗铁岭、长沙和儋州种群的卵滞育发生在胚胎发育的第Ⅶ阶段，济南种群卵滞育发生在胚胎发育的第Ⅵ－Ⅶ阶段(崔双双和朱道弘，2011)；迁徙蝗 *M. sanguinipes* 在较温暖的环境(低海拔)以早期的胚胎发育阶段滞育，而较寒冷的环境(高海拔)以晚期胚胎发育阶段滞育(Dingle and Mousseau，1994)。因此有待深入研究不同地理种和海拔高度的意大利蝗滞育胚胎发育阶段和滞育特性。

判定蝗卵滞育解除有两种方法：(1) 当胚胎可发育至下一个阶段，则判定为滞育解除；(2) 蝗卵经低温(0～10℃)处理后一定天数后，依蝗卵孵化率判定其滞育解除(Fielding，2008；朱道弘等，2013)。而本文则综合这两种方法判定意大利蝗卵滞育解除，如意大利蝗卵胚胎可由第Ⅻ阶段发育至第XIII－XVIII阶段(依恒温 32℃的发育时间而定胚胎发育阶段详见结果 2.1 节)；自然条件下，意大利蝗卵发育至次年 1 月 21 日，仅部分卵(恒温 32℃，累计孵化率：0～29.00%)解除滞育，随着越冬时间的延长，解除滞育的卵逐渐增多，直至次年 3 月 29 日卵基本完全解除滞育(恒温 32℃，累计孵化率：79.00%～87.00%)。意大利蝗胚胎发育第XIII－XVIII阶段共同特征为胚胎头部指向卵前端，此特征可作为意大利蝗卵滞育解除的标志。自然条件下，意大利蝗卵在 3 月下旬已基本解除滞育，具备滞育后继续发育条件，而雌成虫所产的早中期卵(7 月 27 日－8 月 16 日所产卵)以胚胎发育的第Ⅻ阶段(滞育发生的胚胎发育阶段)越冬，于翌年 4 月 16 日(侯地温平均值：7.59℃，最高温：15.95℃，最低温：2.67℃)继续发育；雌成虫晚期所产的卵(8 月 28 日－9 月 4 日所产卵)以胚胎第Ⅹ阶段越冬，于翌年 3 月 29 日(侯地温平均值：3.78℃，最高温：10.27℃，最低温：0.14℃)继续发育。意大利蝗雌成虫所产的早中期卵和晚期卵，越冬后继续发育时间不同，可能由于意大利蝗卵的不同胚胎发育阶段，发育低温阈值不同。据 Quesada 和 Santiago (2000) 研究表明，摩洛哥蝗胚胎发育为第Ⅰ－XIV阶段(反向移动)时，其发育历期属于非线性模型(Logan-Ⅲ模型)，低温和高温阈值分别为 9℃和 31℃，而胚胎发育为第XV－XX阶段(顺向移动)，其发育历期属于线性模型，发育起点温度为 10.5～13.8℃。因此，有待进一步研究意大利蝗不同胚胎发育阶段与温度的关系。同时，意大利蝗雌成虫晚期所产卵(8 月28 日－9 月 4 日)较早期所产卵(7 月 27 日－8 月 16 日所产卵)在越冬后继续发育的时间早，而至翌年 4 月中旬其胚胎发育阶段与早期卵的胚胎发育基本一致，说明意大利蝗雌成虫不同时间所产卵通过调节翌年继续发育的时间，以保证卵孵化整齐一致。

参考文献（References）

Chen W, Chen WZ, Wu WJ, Zhang ZF, 2005. Embryonic development of *Frustorferiola tonkinensis* (Orthoptera: Catantopidae). *Journal of South China Agricultural University*, 26(4): 30－33. [陈伟，陈伟洲，吴伟坚，张振飞，2005. 越北腹露蝗胚胎发育的研究. 华南农业大学学报，26(4): 30－33]

Chin CT, Chai CH, Sha CY, 1954. Studies on the locust egg, Ⅰ. Morphological changes of the embryo during egg incubation, with special reference to the developmental stages of the eggs collected from the field (Acrididae: Orthoptera). *Acta Entomologica Sinica*, 4(4): 383－398. [钦俊德，翟启慧，沙槎云，1954. 蝗卵的研究，Ⅰ. 亚洲飞蝗蝗卵孵育期中胚胎形态变化的观察及野外蝗卵胚胎发育期的调查. 昆虫学报，4(4): 383－398]

Cui SS, Zhu DH, 2011. Embryonic development and the stages of diapause incidence in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 845－853. [崔双双，朱道弘，2011. 中华稻蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 应用昆虫学报，48(4): 845－853]

Darvishzadeh A, Bandani AR, 2012. Identification and characterization of α-amylase in the Italian locust, *Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758) (Orthoptera: Acrididae). *Mun. Ent. Zool.*, 7(2): 1028－1034.

Dingle H, Mousseau TA, 1994. Geographic variation in embryonic development time and stage of diapause in a grasshopper. *Oecologia*, 97(2): 179－185.

FAO Locust Watch Release, 2011. http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/en/1010/1018/1075/.

Fielding DJ, 2008. Diapause traits of *Melanoplus sanguinipes* and *Melanoplus borealis* (Orthoptera: Acrididae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 101(2): 439－448.

Ghcobio, 2015. The Grasshoppers of Colorado. http://www.uwyo.edu/

entomology/grasshoppers/ghcobio. htm.

Hao SG, Kang L, 2004. Effects of temperature on the post-diapause embryonic development and the hatching time in three grasshopper species (Orth., Acrididae). *J. Appl. Entomol.*, 128(2): 95-101.

He ZB, Li TJ, Chen B, 2011. Segmentation process during embryogenesis in *Locusta migratoria manilensis* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(1): 50-55. [何正波, 李廷景, 陈斌, 2011. 东亚飞蝗胚胎体节的形成过程. 昆虫学报, 54(1): 50-55]

Liu Y, Maas A, Waloszek D, 2010. Early embryonic development of the head region of *Gryllus assimilis* Fabricius, 1775 (Orthoptera, Insecta). *Arthropod Struct. Dev.*, 39(5): 382-395.

Masaki S, 1961. Geographic variation of diapause in insects. *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.*, 7: 66-98.

Moriarty F, 1969. The laboratory breeding and embryonic development of *Chorthippus brunneus* Thunberg (Orthoptera: Acrididae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 44(1-3): 25-34.

Niva CC, Becker M, 1998. Embryonic external morphogenesis of *Rhammatocerus conspersus* (Bruner) (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) and deternination of the diapausing embryonic stage. *Ann. Soc. Entomol. Brasil*, 27(4): 557-583.

Quesada-Moraga E, Santiago-Álvarez C, 2000. Temperature related effects on embryonic development of the Mediterranean locust, *Dociostaurus maroccanus*. *Physiol. Entomol.*, 25(2): 191-195.

Ren JL, Zhao L, Ge J, 2014. Ovarian development in *Calliptamus italicus* (L.) (Orthoptera: Catantopidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(5): 1280-1288. [任金龙, 赵莉, 葛婧, 2014. 意大利蝗 *Calliptamus italicus*(L.)卵巢发育的研究. 应用昆虫学报, 51(5): 1280-1288]

Safarova IL, Nikitina MS, 1987. Peculiarities of embryonic development in Italian locusts. Saranchovye-ékologiya I mery bor'by. 75-83.

Salzen EA, 1960. The growth of the locust embryo. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 8(2): 139-162.

Shutts JH, 1952. Some characteristics of the hatching enzyme in the eggs of *Melanoplus differentialis* (Thomas). *Proc. S. D. Acad. Sci.*, 31: 158-163.

Singh T, Singh PK, Sahaf KA, 2013. Egg diapause and metabolic modulations during embryonic development in the silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). *Ann. Biol. Res.*, 4(1): 12-21.

Tanaka S, Okuda T, 1996. Life cycles, diapause and developmental characteristics in subtropical locusts, *Nomadacris succincta* and *N. japonica* (Orthoptera: Acrididae). *Jpn. J. Entomol.*, 64(1): 189-201.

Tatar M, Yin CM, 2001. Slow aging during insect reproductive diapause: why butterflies, grasshoppers and flies are like worms. *Exp. Gerontol.*, 36(4): 723-738.

Tyrer NM, 1970. Quantiative estimation of the stage of embryonic development in the locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 23(3): 705-718.

Wang SG, Ablikim G, 2006. Cold tolerance and its seasonal variation of *Catantops pinguis* Stal. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17(6): 1133-1136. [王世贵, 古丽米热·阿布克里木, 2006. 红褐斑腿蝗的耐寒能力及其季节性变化. 应用生态学报, 17(6): 1133-1136]

Zhang HW, Zhang ZR, Zhang SW, 2008. Developmental Biology. Higher Education Press, Beijing. 129-130. [张红卫, 张子仁, 张士璀, 2008. 发育生物学. 北京: 高等教育出版社. 129-130]

Zhao Q, He YY, 2012. Embryonic development stage in *Rammeacris kiangsu* Tsai (Orthoptera: Arcypteridae). *Journal of Natural Science of Hunan Normal University*, 35(5): 72-75. [赵琴, 贺一原, 2012. 黄脊雷篦蝗胚胎发育阶段的划分. 湖南师范大学自然科学学报, 35(5): 72-75]

Zhao YX, Hao SG, Kang L, 2005. Variations in the embryonic stages of overwintering eggs of eight grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) in Inner Mongolian grasslands. *Zoological Studies*, 44(4): 536-542.

Zhao ZW, Zhang YC, Cao GC, Zhang ZH, 2013. Influence of temperature on the development of *Calliptamus italicus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 466-473. [赵忠伟, 张英财, 曹广春, 张泽华, 2013. 温度对意大利蝗生长发育的影响. 应用昆虫学报, 50(2): 466-473]

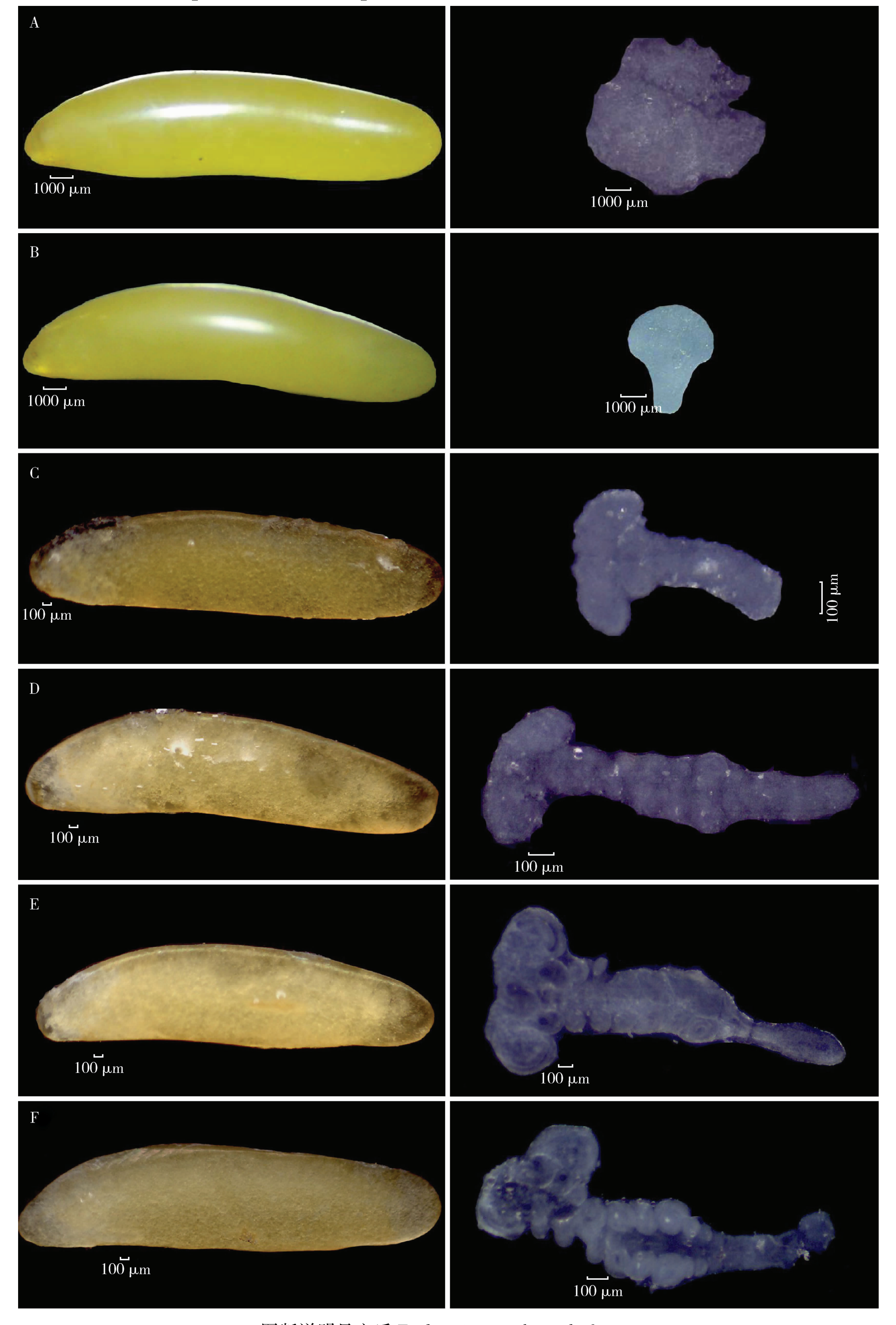
Zhu DH, Chen YY, Zhao Q, 2013. The traits of diapause development of overwinter eggs in *Rammeacris kiangsu* Tsai (Orthoptera: Arcypteridae). *Acta Ecologica Sinica*, 33(10): 3039-3046. [朱道弘, 陈艳艳, 赵琴, 2013. 黄脊雷篦蝗越冬卵的滞育发育特性. 生态学报, 33(10): 3049-3046]

Zhu DH, Cui SS, Fan YS, Liu ZW, 2013. Adaptive strategies of overwintering adults: reproductive diapause and mating behavior in a grasshopper, *Stenocatantops splendens* (Orthoptera: Catantopidae). *Insect Sci.*, 20(2): 235-244.

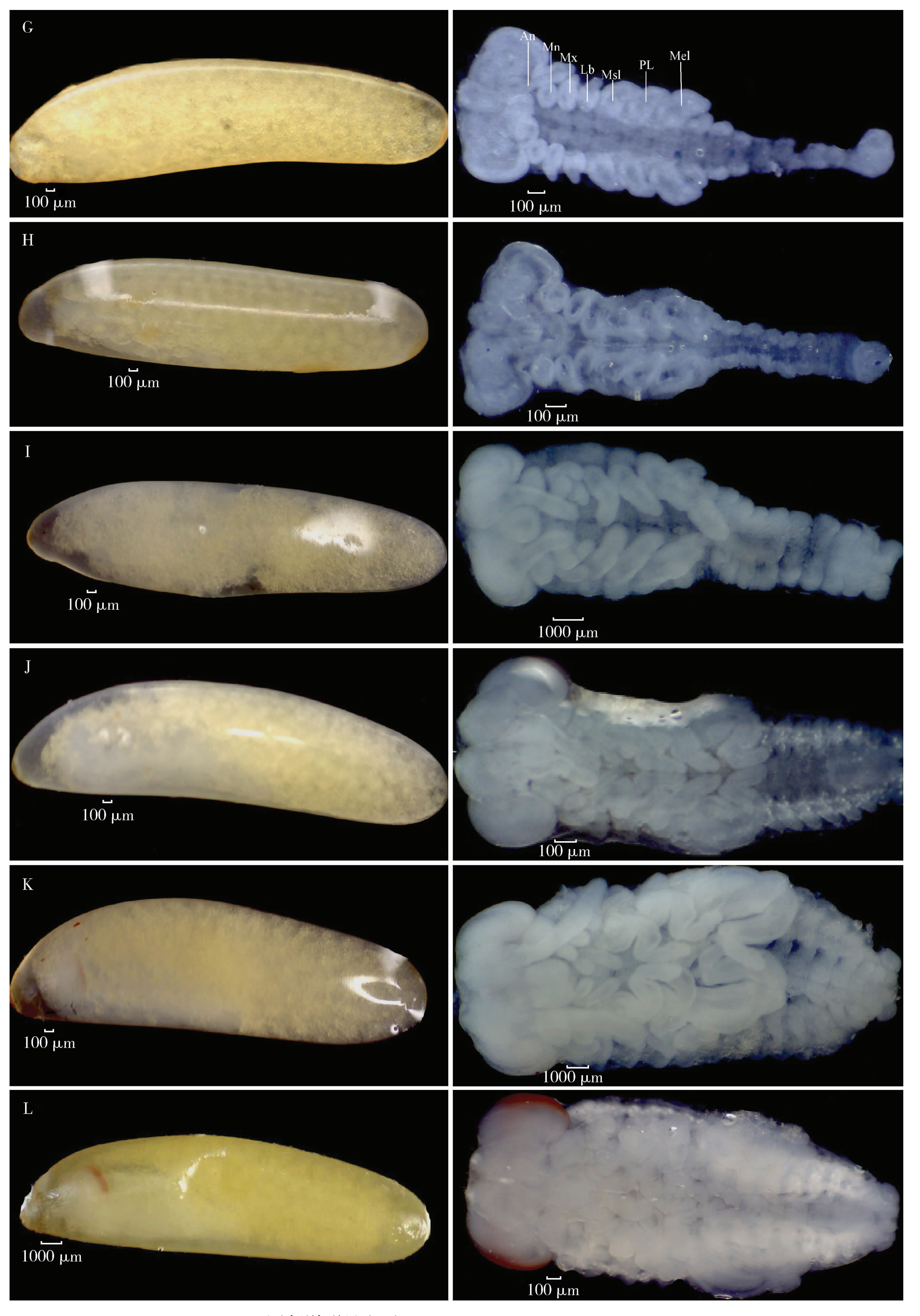
(责任编辑: 赵利辉)

图版 Ⅰ-Ⅵ说明 Explanations of Plates Ⅰ-Ⅵ

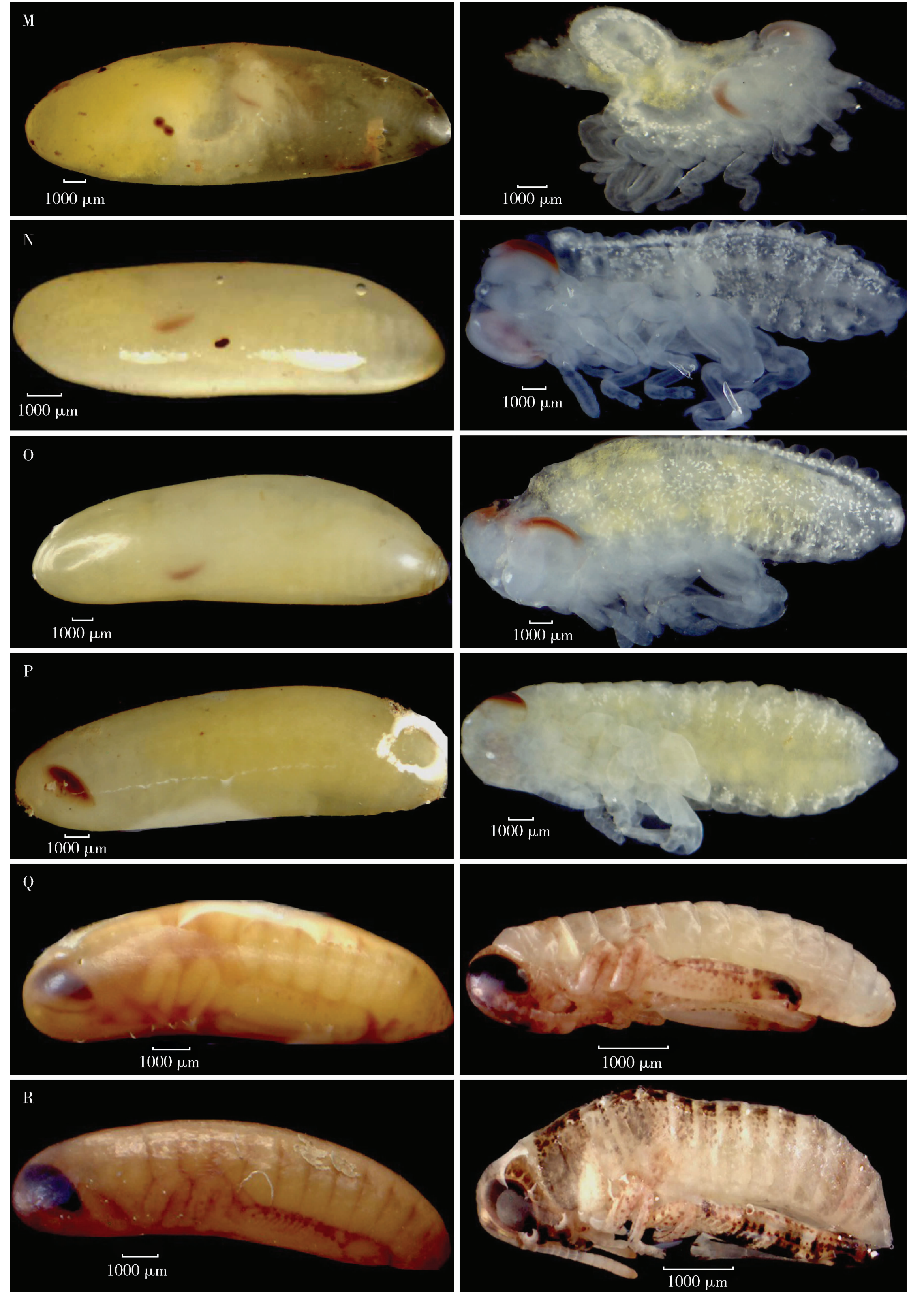
A: Ⅰ级 Stage Ⅰ; B: Ⅱ级 Stage Ⅱ; C: Ⅲ级 Stage Ⅲ; D: Ⅳ级 Stage Ⅳ; E: Ⅴ级 Stage Ⅴ; F: Ⅵ级 Stage Ⅵ; G: Ⅶ级 Stage Ⅶ; H: Ⅷ级 Stage Ⅷ; I: Ⅸ级 Stage Ⅸ; J: Ⅹ级 Stage Ⅹ; K: Ⅺ级 Stage Ⅺ; L: Ⅻ级 Stage Ⅻ; M: ⅩⅢ级 Stage ⅩⅢ; N: ⅩⅣ级 Stage ⅩⅣ; O: ⅩⅤ级 Stage ⅩⅤ; P: ⅩⅥ级 Stage ⅩⅥ; Q: ⅩⅦ级 Stage ⅩⅦ; R: ⅩⅧ级 Stage ⅩⅧ. An: 触角 Antenna; Mn: 上颚 Mandible; Mx: 下颚 Maxilla; Lb: 下唇 Labium; Msl: 前足 Mesothoracic leg; PL: 中足 Prothoracic leg; Mel: 后足 Metathoracic leg; Fe: 腿节 Femur; Ti: 胫节 Tibia; Ta: 跗节 Tarsus; Pr: 前跗节 Pretarsus; TS: 胫节刺 Tibial spines; FC: 腿节膝 Femur crescent; AS: 端距 Apical spurs.



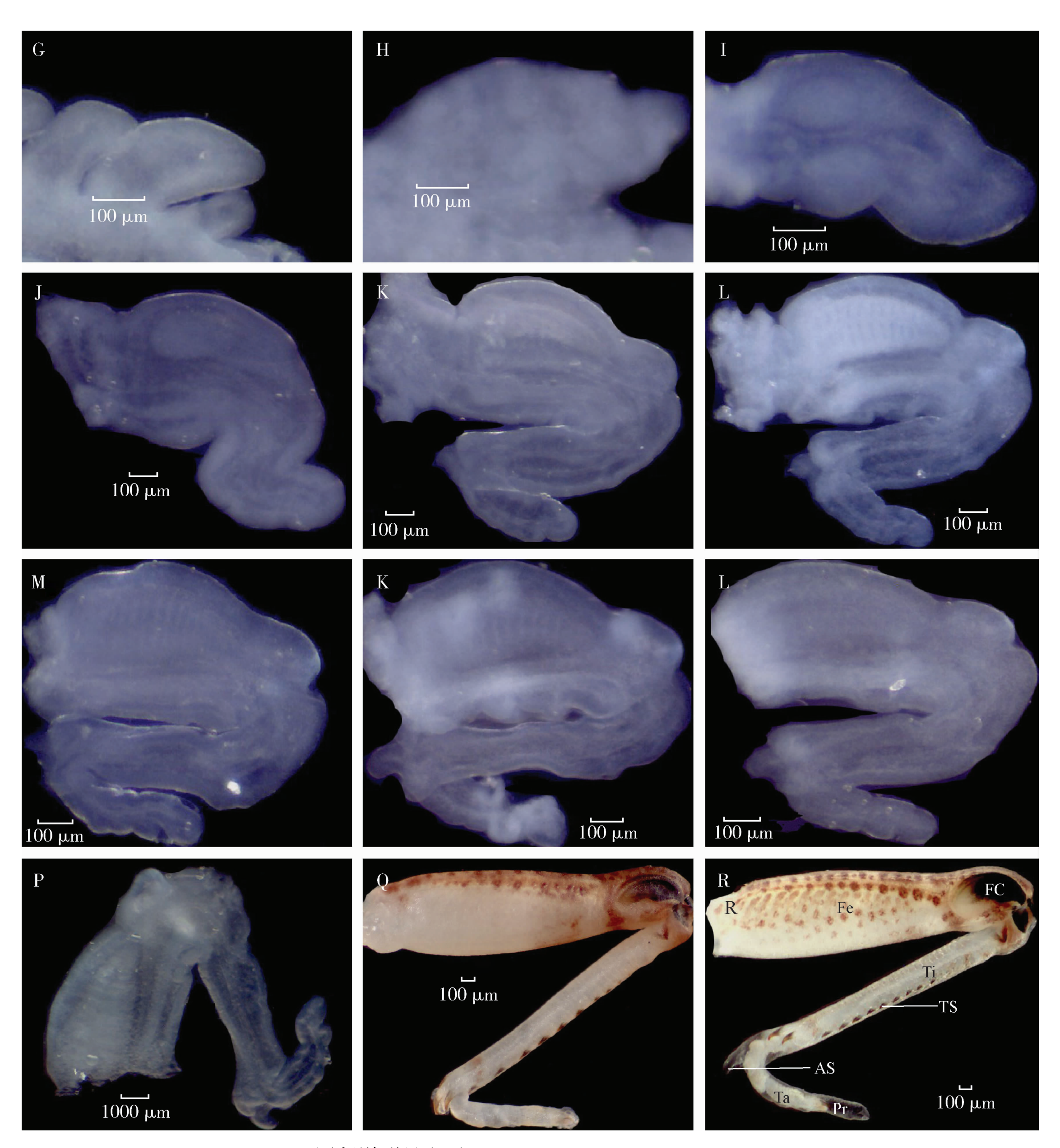
图版说明见文后 Explanations at the end of text.



图版说明见文后 Explanations at the end of text.



图版说明见文后 Explanations at the end of text.



图版说明见文后 Explanations at the end of text.